

УДК 591.94:[556.53+627.81]

Ю.В. ПЛІГІН, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: ecovod.igb@gmail.com

Н.І. ЖЕЛЕЗНЯК, інженер,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Володимира Івасюка, 12, Київ, 04210, Україна

ПОШИРЕННЯ ПОНТО-КАСПІЙСЬКИХ МАКРОБЕЗХРЕБЕТНИХ ПО ЄВРОПЕЙСЬКИХ ІНВАЗІЙНИХ КОРИДОРАХ: ПЕРЕДУМОВИ, НАСЛІДКИ, ПЕРСПЕКТИВИ¹

*Аналізуються передумови, наслідки і перспективи розповсюдження понто-каспійських макробезхребетних по європейських інвазійних коридорах на захід і північ Європи та у водойми Північної Америки. Упродовж XIX—XX ст. найбільш активна інвазія понто-каспійських безхребетних у водні об'єкти Західної Європи відбулася по Центральному (Дніпровському) інвазійному коридору. Поява видів *Dreissenidae*, *Gammaridae*, *Corophiidae* у внутрішніх водоймах Північної Америки пов'язана із довгостроковим функціонуванням Південного «Понто-Американського» інвазійного коридору.*

Ключові слова: інвазійні коридори, понто-каспійські безхребетні, Великі озера Америки, канали, водна логістика, історія річок Європи.

Особливістю території Європи, і зокрема України, є добре розвинена мережа великих, середніх і малих річок. За ними відбувається перенесення водних мас, мінеральних та органічних речовин, здійснюється пасивна та активна міграція гідробіонтів, що надало їм ознаки гідроекологічних коридорів [53]. На території Європи найбільшими гідроекологічними коридорами за довжиною і площею водозбору з виходом до Чорного та Каспійського морів є три річки: Дунай, Дніпро та Волга. Перетинаючи Європу з півночі на південь з певними відхиленнями, ці три річки долають і біогеографічні зони: від Балтійської до Дунайсько-Донської та Волго-Уральської провінцій Понто-Каспійської солонуватоводної області Палеарктики [56], що обумовило значні відмінності фауни безхребет-

¹Роботу виконано за рахунок бюджетної програми «Підтримка розвитку пріоритетних напрямів наукових досліджень (КПКВК 6541230)».

Ц и т у в а н н я: Плігін Ю.В., Железняк Н.І. Поширення понто-каспійських макробезхребетних по європейських інвазійних коридорах: передумови, наслідки, перспективи. *Гідробіол. журн.* 2023. Т. 59. № 6. С. 25—42.

них на різних ділянках річок від верхів'я до пониззя [18, 39]. У такій зональності складу гідрофауни значну роль відіграв історичний аспект. Русла Дунаю, Дніпра та Волги у сучасному вигляді (виключаючи різні форми гідробудівництва) сформувались на початку епохи голоцену по закінченні останнього льодовикового періоду 11—13 тис. років тому внаслідок прориву післяльодовикових озер північного заходу Європи, а також Йольдієвого моря на південь через територію сходу Європи до солонуватого Давньочорноморського басейну [3, 4, 16, 18]. За таких умов зони майбутніх річищ Дунаю, Дніпра та Волги на певний час були доступними для солонуватоводних організмів південних Хвалинського та Новоевксинського морів, зокрема для молюсків, ракоподібних, черв'яків тощо [18, 56]. Після підняття рівня Світового океану на 30—35 м і значного осолонення Давньочорноморського (Понтичного) басейну [34] мезо- та олігогалінні організми мігрували у пониззя його річок, а деякі з них, як, напевне, найбільш евригалінні, зокрема *Dreissena polymorpha* (Pallas), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing), *Corophium curvispinum* G.O. Sars, *Astacus leptodactylus* Escholtz та деякі інші, що відносяться наразі до Понто-Каспійського (ПК) фауністичного комплексу [39, 56], піднялись до середніх ділянок Дунаю, Дніпра та Волги [18]. А стулки *D. polymorpha* відомі ще з численних палеонтологічних знахідок на території Європи [83].

Тобто перелік ПК макробезхребетних, які були знайдені тут на межі XIX—XX ст., може бути визначений як певний «фауністичний репер», склад якого почав змінюватись в епоху активного втручання людини у гідроекосистеми європейських річок (з початку XIX та особливо у XX ст.) у вигляді побудови систем штучних водних шляхів, водосховищ, активізації водного транспорту, що у подальшому призвело до значного розповсюдження ПК організмів з існуючих природних оселищ не тільки на захід та північ Європи, а навіть у водойми Північної Америки.

У публікації аналізуються передумови, причини, механізми та наслідки розповсюдження макробезхребетних ПК фауністичного комплексу за межі природних історичних ареалів по відповідних Європейських інвазійних коридорах: Центральному (Дніпровському) (ЦЄІК), Західному (Дунайському) (ЗЄІК), Східному (Волзькому) (СЄІК) та Південному (Чорноморсько-Азовському) (ПЄІК). Висвітлюється роль цих організмів у трансформації бентосних угруповань водойм-реципієнтів, а також їхніх екологічних функцій у нових оселищах.

Матеріал і методика досліджень

У роботі використано багаторічні матеріали власних досліджень якісного складу та кількісного розвитку макрозообентосу і деяких інших екологічних груп макробезхребетних дніпровських водосховищ, Верхнього Дніпра і таких приток, як Прип'ять і Березина. Відбір та обробка проб макрозообентосу проведено згідно зі стандартними методиками [38]. Проаналізовано і використано літературні джерела з питань зміни фауни макробезхребетних Дунаю, Дніпра та Волги у зональному та бага-

торічному аспектах, стану водної мережі у басейнах цих річок, еколого-фізіологічних особливостей деяких видів-інвайдерів.

Результати досліджень та їх обговорення

Першими даними, що можна оцінити як сучасне явище розповсюдження ПК макробезхребетних за межі ареалу по ЦЄІК, було повідомлення П.О. Журавля [25] про появу і розселення дрейсен, гамарид і мізид по акваторії створеного на Дніпрі в 1932 р. Дніпровського (Запорізького) водосховища, яке межує з територією Дунайсько-Донської провінції Понто-Каспійської солонуватоводної області Палеарктики. Саме з цієї публікації розпочалось систематичне дослідження фактів розповсюдження по Дніпру на північ інших видів ПК організмів і продовжилось у наступні роки в процесі зарегулювання річки і створення каскаду водосховищ [24, 35, 40, 43, 44, 80—85].

Після 10—12 тисячоліть існування Дніпра — типової великої рівнинної річки з притаманною для таких водотоків середньою швидкістю течії (близько 0,6 м/с) [15, 20] і переважанням у руслі піщаних донних ґрунтів — з 1932 по 1972 р. відбулася радикальна перебудова його гідроморфологічних характеристик. Усього за 40 років (мільйон у геологічному масштабі) нижня і середня частини Дніпра на відстані майже 900 км були перетворені на каскад великих водосховищ з комплексом функцій: вироблення електроенергії, забезпечення навігації, формування промислового рибальства, забезпечення водою промисловості і сільського господарства тощо [48, 51]. У процесі поетапного формування каскаду дніпровських водосховищ відбувалася зміна гідрологічного і гідрохімічного режиму річки. В незарегульованому Дніпрі умовна водна маса від Києва до Херсона проходила приблизно за 20—23 доби, залежно від водності року. На даний час «період пробігу» води зріс до 0,8—1,2 років [15, 48], тобто майже в 15—20 разів. За цей час хімічна якість цієї умовної водної маси істотно змінюється за рахунок хімічних трансформацій, продукційно-деструкційних біологічних процесів, підвищеного випаровування води з великих акваторій водосховищ, надходження забруднюючих речовин, у тому числі й високомінералізованих шахтних і дренажних вод [10, 15, 20, 26].

На тлі таких абіотичних змін після першого етапу зарегулювання природної течії Дніпра — створення греблі нижче Дніпровських порогів у 1932 р. і формування водосховища — було відмічено, як вказувалось вище, перші факти спонтанного поширення ПК безхребетних (дрейсен і гамарид) у північному напрямку [25]. Подібного явища не спостерігалось від перших гідробіологічних досліджень на Дніпрі з початку ХХ ст. до створення першого водосховища [6, 58]. Таким чином, Дніпро як гідроекологічний коридор [53] почав набувати функції *інвазійного коридору* [67, 76].

У той же час, з метою забезпечення потенціалу дніпровських водосховищ в якості об'єктів промислового рибальства, для підвищення кормової бази риб проводились численні інтродукційні заходи з аклімати-

зації багатьох видів ПК безхребетних [82] як в існуючі водосховища, так і на ділянки запроектованих водойм. Більшість інтродукцій представників мізид і гамарид завершилась їхньою успішною акліматизацією. Вони поширились по акваторії водойм-реципієнтів і увійшли до раціону бентоядних риб [2, 61]. Через 10—15 років після інтродукцій у водосховищах почали з'являтися ПК безхребетні, які могли потрапити у невеликій кількості разом із масою «офіційних» інтродуцентів, а також ті, що розселяються спонтанно в процесі міграцій на нові біотопи, у складі обростань днища суден, з баластними водами [55, 80—83]. Якщо на початку ХХ ст., коли розпочалися гідробіологічні дослідження, у фауні Середнього і Верхнього Дніпра налічувалось лише чотири види ПК макробезхребетних, то після створення Дніпровського водосховища (1932 р.) та п'яти інших протягом наступних 40 років кількість ПК організмів постійно збільшувалась (таблиця).

Освоївши водосховища, ПК організми продовжували просуватись на північ по руслу Дніпра й на захід по р. Прип'ять. У 1983 р. нами знайдено у районі с. Нижні Жари на Дніпрі *Dikerogammarus villosus* (Sow.) і *D. haemobaphes* Mart., а в 1985 р. біля м. Славутич — *Hypania invalida* (Grube). У районі м. Лоев у 1990 р. виявлено молоді особини *Ch. ischnus* і *Pontogammarus crassus* (G.O. Sars) (до 200 екз/м²) [81]. Найвищу точку розповсюдження *D. haemobaphes* у Дніпрі було зареєстровано в липні 1984 р. нижче м. Річиця, а молоді особини *Dreissena bugensis* (Andr.) на ступках відмерлих уніонід знайдено у вересні 1988 р. в районі м. Лоев.

У Прип'яті, починаючи з 1976 р., ПК ракоподібні було зареєстровано лише у гирловій зоні річки нижче м. Прип'яті. Серед заростей рдесника пронизанолістого (*Potamogeton perfoliatus* L.) траплялись *Limnomysis benedeni* (Czern.), *Ch. ischnus*, *D. haemobaphes*, *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars), *D. villosus*, *P. crassus*. Гамариди також були компонентами друз *D. polymorpha* та зоофітосу [23, 27]. Значну кількість ПК інвайдерів у Верхньому Дніпрі та Прип'яті виявлено вже у 2007—2008 рр. Досить несподіваною була знахідка в притоці Західного Буту р. Мухавець поліхети *H. invalida* [84, 85], яка ніколи не була об'єктом інтродукцій, навіть у водосховища Дніпра.

Найважливішою особливістю гідрографічної мережі Верхнього Дніпра є зв'язок деяких його приток з водними артеріями басейну Балтійського моря через канали, споруджені наприкінці ХVІІІ — початку ХІХ ст., які активно виконували логістичні функції протягом ХІХ і частково — на початку ХХ ст. У цей період було споруджено канали, що з'єднували Дніпро з Віслою, Німаном, Західною Двіною (Даугавою): Дніпровсько-Бузький (1783 р.), Дніпровсько-Німанський (1784 р.), Березинська водна система (1812 р.) [9, 73]. Створення цих каналів і обумовило можливість надання Дніпру статусу Центрального Європейського інвазійного коридору (ЦЄІК) (рисунок).

Схему Європейських інвазійних коридорів запозичено нами з праці американських науковців [76] і модифіковано з урахуванням особливостей ЦЄІК. А саме, у ньому виділено три гілки: Бузька, Німанська та

Таблиця
Результати інтродукції та інвазії понто-каспійських видів макробезхребетних у Дніпро та його водосховища [5, 6, 25, 35, 54, 80—83]

Групи організмів	Верхній Дніпро		Водосховища												
			Київське		Канівське		Кременчуцьке		Дніпродзержинське		Дніпровське		Каховське		
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	
Coelenterata	—	—	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	1
Polychaeta	—	1	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	—	2	3
Hirudinea	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	1	—	—	1
Mollusca	1	2	1	2	1	2	1	4?	1	4?	1	4?	1	2	4
Gammarida	1	6	1	7	1	9	2	11	4	6	4	6	4	16	17
Mysidae	—	2	—	4	—	4	—	4	2	4	2	4	2	5	6
Cumacea	—	—	—	—	—	4	—	4	—	4	—	4	—	2	5
Corophiidae	1	2?	1	3	1	3	1	3	1	3	1	3	1	4	4
Isopoda	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	1	1	1	1
Dekapoda	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3*	1	1	3*

Примітка. а — кількість видів до зарегулювання Дніпра; б — кількість видів на сьогодні; * з урахуванням морських чужорідних видів; «—» — вид відсутній; «?» — потребує уточнення.

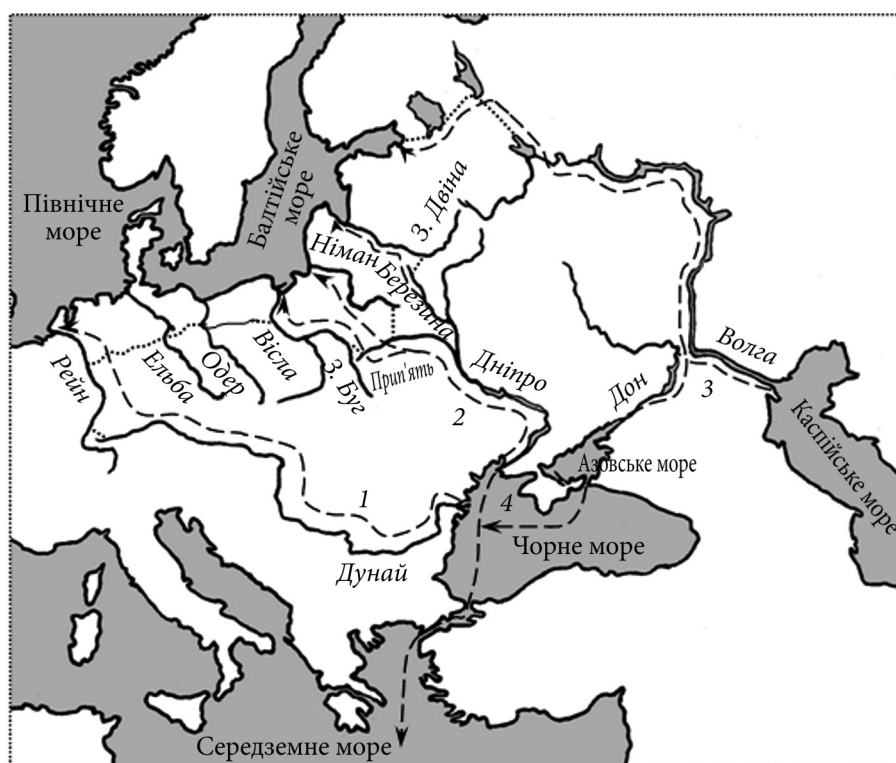


Рисунок. Схема Європейських інвазійних коридорів: 1 — ЗЄІК, 2 — ЦЄІК, 3 — СЄІК, 4 — ПЄІК, ■■■■■ — канали

Західнодвінська (Даугавська), які самостійно поєднували Дніпро з басейном Балтійського моря. Однією з цих гілок слугує *Березинська водна система*, яка починається з р. Березина — притоки Дніпра і через складний комплекс малих річок, озер, штучних гідропоруд і Західну Двіну (Даугаву) в її гирлі закінчується у Ризькій затоці Балтійського моря. Друга гілка, відома під назвою *Дніпровсько-Німанський канал*, розпочинається з гирла р. Ясельда — притоки Дніпра другого порядку, що впадає до Прип'яті нижче м. Пінська і також через складну систему природних та штучних водних об'єктів поєднується з Німаном і закінчується при його впадінні у Куршську затоку Балтійського моря. Крім того, ця гілка ЦЄІК також має поєднання з Віслою через Августовський канал. Третя гілка ЦЄІК — *Дніпровсько-Бузький канал* — бере початок з р. Піна — притоки Прип'яті — в районі м. Пінська, поєднується каналом із Західним Бугом, який, у свою чергу, впадає до р. Вісла басейну Балтійського моря. Таким чином, сформувались потенційні перспективи з проникнення гідрофауни Дніпра, зокрема ПК організмів, у деякі річки Балтійського басейну.

У той же час, як згадувалось вище, за даними перших гідробіологічних досліджень, на початку XX ст. у складі гідрофауни Середнього і Верхнього Дніпра серед ПК макробезхребетних налічувалось лише чоти-

ри види: *D. polymorpha*, *A. leptodactylus*, *C. curvispinum*, *Ch. ischnus* [6, 19, 58]. Тобто лише ці види потенційно могли проникнути в річки басейну Балтійського моря з вищезазначених каналів протягом XIX ст., якщо припустити, що ці організми існували в притоках Дніпра першого і другого порядків на території України і Білорусі, які зв'язують Дніпро з Віслою, Німаном і Західною Двіною. І дійсно, в результаті багаторічної експлуатації Дніпровсько-Бузького каналу, за даними гідробіологічних досліджень, у Віслі було виявлено *C. curvispinum* (1912 р.) і *Ch. ischnus* (1920 р.). У р. Шпрее, з'єднаній каналом з Віслою, у 1920 р. було знайдено *Ch. ischnus* [18, 70, 73]. У Німані в 1921 р. вперше було виявлено *C. curvispinum*, що проник, скоріш за все, по Дніпровсько-Німанському каналу [13].

Крім власне функції Дніпра як інвазійного коридору, необхідно підкреслити його роль як постачальника інтродукційного матеріалу ПК безхребетних до водойм інших річкових басейнів. Так, протягом 1960—1961 рр. з пониззя Дніпра у водосховище Каунаської ГЕС, розташований на р. Німан (Литва), були інтродуковані ПК ракоподібні *L. benedeni*, *Paratymis lacustris* (Mart.), *Chaetogammarus warpachowskyi* G.O. Sars, *P. crassus*, *P. robustoides*, а в подальшому деякі види ракоподібних були вселені в оз. Дуся [14] та у затоку Куршю-Марес Балтійського моря [33]. У річки та озера Литви у 1959 р. було інтродуковано *D. polymorpha*, яка успішно акліматизувалась [13]. Наприкінці 1990 — початку 2000 рр. у Лузькій губі, в опріснених водах узбережжя Естонії, Латвії, Литви відмічено появу *P. robustoides*, *Jaera sarsi* Valkan., *P. lacustris*, *D. polymorpha*, *Ch. warpachowskyi*. Вважається, що ці види після заходів з інтродукції ПК гамарид, мізид і дрейссен у Каунаське водосховище та інші водні об'єкти потім по водній мережі регіону проникли безпосередньо в Балтійське море [13, 33, 66]. Популяції цих видів можуть бути потенційними інвайдерами до опріснених ділянок Балтійського моря в західному напрямку і «дальніми» вселенцями в разі потрапляння в баластні води морських суден.

Дотепер у Київському водосховищі, розташованому у верхній частині Середнього Дніпра, зареєстровано 19 видів ПК макробезхребетних: поліхет — два види, молюсків — два, гамарид — вісім, корофід — три, мізид — чотири види [81]. Цей потенціал інвайдерів сприяв появі у середній течії Прип'яті — важливій ланці Дніпровсько-Бузького і Дніпровсько-Німанського каналів — чотирьох нових видів гамарид, двох видів мізид і однієї поліхети, виявлених у 2007—2008 рр. [84]. У створених водосховищах зміна гідрохімічного режиму в бік підвищення мінералізації водних мас [10, 26] сформувала сприятливі умови для існування популяцій інтродукованих і багатьох інвазивних видів безхребетних, природним ареалом яких є пониззя Дніпра і Дніпровсько-Бузький лиман. У той же час логістична роль створених у XVIII—XIX ст. каналів різко скоротилась на початку XX ст. і була повністю ліквідована після Другої світової війни внаслідок руйнування цих гідросистем.

Однак на сьогодні є плани щодо відновлення транспортної ролі Дніпра при створенні глибоководного шляху Е40, який зв'яже Балтійське і Чорне моря через Віслу, Західний Буг, Прип'ять і Дніпро [11]. За таких

умов процес інвазії безхребетних вгору по Дніпру і його притоках активізуватиметься. У той же час тенденція до глобального потепління може істотно вплинути на гідрологічний режим у басейні Верхнього Дніпра й Прип'яті [52]. Теплі зими обумовлюють збільшення поверхневого стоку із заболочених територій цього регіону з підвищеним вмістом гумусових речовин і дефіцитом кисню [42], що негативно впливає на оксифільних ПК безхребетних [22, 29, 30].

Крім ЦЄІК, по якому вперше зареєстровано поширення безхребетних ПК фауністичного комплексу з нативного ареалу в північному і західному напрямках, велика роль у розширенні масштабів цього процесу належить СЄІК і ЗЄІК. Основою СЄІК є 2000-кілометрова ділянка Волги від Каспійського моря до Рибінського водосховища і 1000-кілометрова система *Волго-Балтійського водного шляху*, який зв'язав це водосховище з Фінською затокою Балтійського моря через складний комплекс річок, озер і каналів [12]. Якщо в Рибінському водосховищі на цей час налічується всього шість видів ПК макробезхребетних, з яких три види з'явилися лише наприкінці XX і початку XXI ст. [8], то в Середній Волзі ще на початку XX ст. налічувалось чотири види гамарид, два види мізид, *C. curvispinum*, *D. polymorpha* [7, 17, 19, 21]. Таким чином, за рахунок наутилохорії в процесі багатьох десятиліть експлуатації Волго-Балтійського водного шляху деякі ПК види, такі як *C. curvispinum* та *D. polymorpha*, могли проникнути у Фінську затоку Балтійського моря і поширюватися далі в умовах невисокої солоності його східної частини. Крім того, численні заходи з інтродукції ПК ракоподібних у водосховища Середньої Волги, аутокліматизація видів сформували значний пул інвайдерів, здатних проникнути в озерно-річкові системи північного заходу Росії та Балтійське море [8, 29, 30, 63, 65]. Про стабільність функціонування СЄІК свідчить поява в 2000 р. у Камському водосховищі давнього інвайдера в Балтійське море (початок XX ст.) — китайського мохнаторукого краба *Eriocheir sinensis* Milne-Edwards [1].

Щодо ролі міграційного потенціалу ЗЄІК, за даними досліджень 2003—2009 рр. у водах пониззя Дунаю був зареєстрований 41 вид ПК макробезхребетних [36], у тому числі 18 видів Gammaridae, п'ять — Corophiidae, чотири — Mysidae, а також від одного до трьох видів інших таксономічних груп. *D. bugensis* виявляли тут лише з 2000 р. Вище за течією число ПК видів неухильно знижується. Так, вище Джерданської греблі (район «Залізних воріт») у Дунаї число видів цієї групи скоротилось до 20 [57]. На німецько-австрійській ділянці Дунаю, тільки починаючи з 1990-х рр., знайдено *H. invalida*, *D. haemobaphes*, *D. villosus*, *Ch. ischnus*, *D. polymorpha*, *A. leptodactylus*, *C. curvispinum*, *L. benedeni* [78]. Скоріш за все, деякі з цих видів безхребетних могли потрапити до верхньої течії Дунаю каналами, пов'язаними з Одером, Віслою, Шпрее, де вони були відомі з досліджень початку XX ст., завдяки функціонуванню Дніпровсько-Бузького каналу, що поєднував Дніпро з Віслою [70, 72, 85].

Серед фактів реєстрації ПК безхребетних у нових місцезнаходженнях в останні роки XX ст. і на початку XXI ст. особливої уваги заслуговують

«точкові» знаходження поліхети *H. invalida* у річках Муховець — притоці Західного Бугу [84], Березина [73], Горинь — притоці Прип'яті, Прут та її притоках Сірет та Бальтазул (Карпати) [3], на Верхній Волзі [65], у верхів'ї Дунаю [78], у річках Рейн [74], Ельба [69], Рона, в оз. Леман (Женевське) [68].

Є припущення, що у ці водні об'єкти Західної Європи поліхета *H. invalida* могла потрапити тільки з Дніпра через системи каналів, що пов'язували його з басейнами таких річок, як Вісла і Німан [73]. Проте на ділянці Верхнього Дніпра та його приток, звідки брали початок канали, *H. invalida* було вперше зареєстровано нами лише у 1985 р. [44]. До того ж, ці канали припинили функціонування ще на початку 1940-х рр., тобто навіть теоретично більш-менш реального механізму розповсюдження *H. invalida* у водні об'єкти Західної Європи наприкінці ХХ ст. не існувало.

Достатньо актуальним щодо знахідок *H. invalida* на гірських та передгірських ділянках карпатських річок і деяких західноєвропейських є припущення, що ці популяції становлять собою рецентні залишки поселень поліхети, які існували в період високого стояння солонуватих вод під час геоморфологічних та палеокліматичних трансформацій гідрографічної мережі на просторах Центральної Європи на початку епохи голоцену [3]. Додатковим аргументом на користь цієї гіпотези є знахідка у верхній течії р. Тиса (притока Дунаю) ПК гамариди *Stenogammarus compressus* G.O. Sars [37], яка навіть у Київському водосховищі й досі не зареєстрована.

Щодо розповсюдження в останні десятиліття *H. invalida* у Дніпрі та його водосховищах, слід підкреслити, що ця поліхета ніколи не була «офіційним» інтродуцентом у дніпровські водосховища. Найбільш достовірним є перенос поліхети разом з інтродукційним матеріалом (мізидами і гамаридами), відібраним за допомогою тралів із захопленням донних ґрунтів. Також достатньо ймовірним способом є перенос особин *H. invalida*, які захищені муловими трубочками, де мешкає поліхета, часто з її яйцями у залишках мулу в трубопроводах земснарядів, що використовуються для гідротехнічних робіт. Реальність останнього варіанту засвідчує знаходження популяцій *H. invalida* у Кременчуцькому і Київському водосховищах, а також у Верхньому Дніпрі (затока біля м. Славутич) і Прип'яті саме після гідротехнічних робіт з використанням земснарядів (поглиблення акваторій, дампінг) [44, 84].

У розширенні ареалів ПК організмів з чотирьох європейських інвазійних коридорів, які могли б забезпечити поширення за рахунок нафтохорії цих безхребетних у водні об'єкти США й Канади, з початку 1980-х рр. одним із найефективніших, мабуть, слід вважати ПЄІК (Чорноморсько-Азовський) [76]. Своєрідними «витоками» цього коридору можуть слугувати порти Миколаєва, Херсона, Маріуполя, Бердянська, Таганрога та ін., розташовані в зонах прісних або солонуватих вод, які є нативними ареалами ПК фауни. Деякі з цих портів як логістичні центри протягом багатьох років (1960—80-ті рр.) відігравали важливу роль у ліквідації дефіциту зернових культур у СРСР. Майже щороку в США і Ка-

наді закупували від 10 до 16 млн. т зерна, для перевезення якого в таких величезних обсягах потрібно було виконувати багато десятків рейсів із портів Північної Америки в різні портові термінали СРСР, у тому числі і розташовані в Азово-Чорноморському регіоні [28].

Якщо в ці порти судна з Північної Америки приходили з повним завантаженням, то на зворотному шляху для забезпечення максимальної остійності судна-зерновози мали закачувати в баластні ємності тисячі тонн заборотної води саме в прісних або солонуватоводних акваторіях, де мешкають ПК планктонні, нектонні й бентосні безхребетні. Залежно від глибин акваторій, де проводилось закачування баластних вод, потужності насосів, глибини водозаборів, у баластні ємності обов'язково потрапляли планктонні, планктонно-бентосні організми та личинки бентосних безхребетних, а іноді й епібентосні форми, такі як гамариди. При проходженні цих суден по Чорному, Середземному морях і Атлантичному океану зі збільшенням щільності заборотної води доводилось поповнювати баластні ємності, що призводило до загибелі олігогалінних організмів. Втім, певна кількість ПК видів (як правило, евригалінних [30]) за 10—14 діб шляху (залежно від маршруту) до портів Північної Америки могла вижити. При поверненні цих зерновозів у порти р. Св. Лаврентія або Великих озер, у міру опріснення оточуючих вод, судна повинні були скидати баластні води разом з організмами, що в них містилися. При багаторазовому повторенні подібних дій поява ПК організмів у прісних і солонуватих водах Північної Америки була достатньо реальною. Якщо активні перевезення зерна із США й Канади почалися в 1960-х рр., то першу знахідку ПК молюска *D. polymorpha*, який має планктонну личинку, було зареєстровано в оз. Сент-Клер лише у 1986 р. У наступні роки в р. Св. Лаврентія, р. Детройт і деяких з Великих озер знайдено епібентосні і навіть донні амфіподи: *Ch. ischnus* (1995 р.), *C. curvispinum* (1997 р.), *Cotrophium mucronatum* G.O. Sars (1997 р.). У 1991 р. (на п'ять років пізніше ніж *D. polymorpha*) в оз. Онтаріо було виявлено новий вид дрейсенід — *D. bugensis*. [71, 77].

З огляду на вищевикладену історію функціонування каналів, що зв'язують Дніпро з річками басейну Балтійського моря, на нашу думку і думку багатьох американських гідробіологів, найефективнішим інвазійним коридором, який забезпечив проникнення ПК організмів у водні об'єкти Північної Америки, слід вважати саме ПЄІК завдяки інтенсивності транспортного потоку між портами Чорноморсько-Азовського регіону і портами Північної Америки протягом 1960—80-х рр. Важливим підтвердженням цього положення є поява в басейні Великих озер *D. bugensis* у 1991 р. і *C. mucronatum* — у 1997 р., а в зонах портів Балтійського моря ці організми були відсутні до 2010-х рр. [8, 32], і, таким чином, їхні акваторії не могли бути донорами цих видів у водойми Північної Америки.

Подальший процес інвазії ПК організмів у прісні і солонуваті води Північної Америки може бути істотно обмежений або повністю ліквідований. По-перше, в останні 20—30 років імпорту зернових культур із США і Канади в чорноморсько-азовські порти відсутній. По-друге, на початку

1990-х рр. у США на законодавчому рівні прийнято регламент [86], згідно з яким при проходженні морських суден із різних портів у порти США слід обов'язково проводити заміну баластних вод на океанічні з високою солоністю, що має забезпечити загибель можливих організмів-інвайдерів із прісних і солонуватих вод.

Експериментально встановлено, що при збільшенні солоності води від 0,5—2,0‰ — звичайної для водних об'єктів пониззя Дніпра — до 30‰ вже за 12 годин гинуло 50% особин *D. haemobaphes*, а через 2 доби — 96% [47]. В умовах динамічного підвищення солоності (5‰ на годину) до 28—33‰ упродовж доби гине 100% особин *P. robustoides* і *Ch. ischnus* [46]. З огляду на те, що солоність води Середземного моря і Атлантичного океану становить близько 35‰, заміна баластної води може бути ефективним запобіжним заходом зі знищення «незаконних» оліго- та мезогалінних організмів-інвайдерів. Виходячи з цих даних, не дивно, що поява перших ПК організмів у Північній Америці мала такий значний часовий крок від початку активних вантажоперевезень.

Думка про те, що укорінення чужорідних видів гідробіонтів у нові екосистеми і нові біогеографічні області слід вважати за неминуче зло людської діяльності [79], є досить односторонньою оцінкою цього процесу. Дійсно, чужорідні види, як хазяї, можуть привнести до нових екосистем-реципієнтів нові паразитичні організми [31, 64], можуть потіснити популяції аборигенних видів [75, 87], формувати біоперешкоди в експлуатації інженерних споруд [50, 59].

У той же час цілеспрямована і науково обґрунтована інтродукція деяких гідробіонтів (а саме макробезхребетних ПК фауністичного комплексу) у створені водосховища на Волзі, Дніпрі та інших річках, а також в озера Східної Європи сприяла радикальному покращенню кормової бази промислових риб [8, 13, 14, 33, 62, 65]. Важливо, що більшість інтродукованих і власне інвазивних видів гідробіонтів є епібентосними (гамариди, кумові) і нектобентосними (мізиди) організмами. Вони формують високопродуктивні популяції, які є легкодоступними для споживання рибами широкого вікового спектра. Навіть великі особини інвазивного молюска *D. bugensis*, який розповсюдився у водних об'єктах Європи та Північної Америки, можуть складати до 90% харчової грудки дорослих бентоїдних риб [2]. Надзвичайно великою є роль інвазивних ПК ракоподібних, і особливо дрейсен, у деструкції розчинених і завислих органічних речовин евтрофних і мезотрофних водосховищ та озер [41, 50, 60]. Поява інвазивних видів гідробіонтів у водоймах інших біогеографічних областей сприяє підвищенню біорізноманіття водойм у фауністичному, трофічному, хорологічному та інших аспектах [49].

На цей час неспростовним фактом є анадромний характер процесу розповсюдження безхребетних за європейськими інвазійними коридорами, тобто організми солонуватоводного ПК комплексу розповсюджуються з півдня на північ проти течії річок. Таке явище може бути реальним відгуком гідробіонтів на зміну клімату в бік потепління, яке супроводжується підвищенням мінералізації водних мас, що є одним з головних

чинників успішних інтродукцій і фактів інвазій понто-каспійців у північних водних об'єктах. До останнього часу нам були невідомі факти розселення прісноводних безхребетних по цих коридорах з півночі на південь. Проте у 2017 р. у Дніпровсько-Бузькому каналі в околицях м. Нефедовичі (Білорусь) було знайдено американського смугастого рака *Faxonius limosus* (Rafinesque), який проник з території Польщі [40]. У разі можливого відновлення функціонування Дніпровсько-Бузького каналу цей рак може розповсюдитись у Прип'яті, а згодом потрапити і в Дніпро. Таким чином, може реалізуватися перша катадромна інвазія чужорідного виду безхребетних по ЦЄІК. Особини цього виду сягають довжини 8—12 см, і він не становить цінності як промисловий об'єкт. У той же час *F. limosus* є носієм «чуми раків», що викликається ооміцетом *Aphanomyces actaci*, і хоча сам *F. limosus* не хворіє, при його подальшому розповсюдженні існує реальна загроза існуванню популяцій *A. leptodactylus* у басейні Дніпра.

Висновки

Аналіз матеріалів власних досліджень та численних наукових публікацій свідчать про те, що річища найбільших річок Європи — Дунаю, Дніпра та Волги — становлять собою своєрідні екологічні коридори, за якими різні види водних організмів можуть проникати у невласливі для них біотопи та навіть природно-кліматичні зони, що надає такому процесу ознаки вторгнення або *інвазії* і, таким чином, характеризує ці екологічні коридори як *інвазійні*.

Найпоказовішим прикладом інвазійних функцій таких екологічних коридорів, як Дунай, Дніпро та Волга, є розповсюдження у північному напрямку (проти течії річок!) понто-каспійських безхребетних, для більшості з яких нативним ареалом є Дунайсько-Донська та Волго-Уральська провінції Понто-Каспійської солонуватоводної області Палеарктики. Це явище можна вважати своєрідною «реконкістою» віддалених подій епохи голоцену, коли солонуватоводні організми вперше почали освоєння річищ майбутніх Дунаю, Дніпра та Волги.

Значним стимулом цієї експансії стала активна перебудова водної мережі Європи у вигляді створення наприкінці XVIII та в XIX ст. численних каналів, що пов'язували великі й малі річки континенту, і зарегулювання течії річок каскадами водосховищ у XX ст.

Упродовж створення каскаду водосховищ на Дніпрі за 35—40 років відбулось активне розселення ПК безхребетних з числа поліхет, моллюсків, ракоподібних та ін. у північному напрямку як внаслідок заходів інтродукції, так і, власне, інвазії.

Різде зниження транспортного потоку по р. Дніпро після 1990-х рр., особливо на середній частині, послабило можливості інвазії ПК безхребетних вгору по Дніпру і його притоках. Але і в останні роки з'являються дані про появу нових чужорідних для регіону видів безхребетних [45].

Реалізація планів відтворення функціонування Дніпровсько-Бузького каналу (Проект створення глибоководного шляху Е40 [11]) може ак-

тивізувати подальшу інвазію ПК безхребетних у водні об'єкти басейну Балтійського моря.

ЗЄІК зберігає свою функцію щодо поступового просування на північ поселень ПК безхребетних завдяки інтенсивній логістиці від гирла Дунаю, де сконцентрована велика кількість видів безхребетних цієї біогеографічної групи, до верхів'я, пов'язаного численними каналами з великими річками басейнів Балтійського й Північного морів.

Активне розселення ПК безхребетних на північ відбувається по СЄІК завдяки активному судноплавству, в тому числі по Волго-Балтійському водному шляху, а також є наслідком заходів з інтродукції багатьох ПК видів у водосховища Волги впродовж 1950—60-х рр.

Активна морська логістика в середині ХХ ст. обумовила виникнення ще одного інвазійного коридору з розповсюдження ПК макробезхребетних навіть до прісних водойм Північної Америки — ПЄІК. Цьому коридору протягом 1960—80-х рр. була притаманна, скоріш за все, функція *трансконтинентального*, і його, можливо, слід було б назвати «Понто-Американським». По ньому, завдяки активному зв'язку між портами Чорноморсько-Азовського регіону і портами Північної Америки, разом з баластними водами до прісних водойм цього континенту потрапили і ПК організми з числа молюсків, гамарид, корофід і навіть поліхет.

Інвазія ПК безхребетних у нові водні об'єкти і навіть біогеографічні зони має ряд як негативних (пригнічення аборигенних видів, можливість заносу паразитичних організмів, створення біоперешкод), так і позитивних наслідків (покращення стану кормової бази рибного населення, зростання видового різноманіття, посилення механізму біологічного самоочищення водойм).

У верхньому в Дніпровському каскаді Київському водосховищі за понад 50 років його існування кількість видів ПК макробезхребетних збільшилась з 4 до 19 і поступово зростає у Верхньому Дніпрі та р. Прип'яті. Подібна «каспізація» неухильно відбувається у Східному та Західному Європейських інвазійних коридорах при активній водній логістиці. Зміна клімату в бік потепління може зумовити підвищення мінералізації водних мас цих інвазійних коридорів, що є сприятливим чинником для подальшого розповсюдження і успішного розвитку популяцій ПК безхребетних.

Список використаної літератури

1. Алексєвнина М.С., Горєликова Н.М., Каган А.М. Многолетние изменения бентофауны Камского водохранилища. *Актуальные проблемы водохранилищ*; тез. докл. Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья (Борок, 29 окт. — 3 нояб. 2002 г.). Ярославль, 2002. С. 6—7.
2. Алексєнко Т.Л. Моллюски Днепровско-Бугской устьевой области и их роль в питании рыб. *Гидробиол. журн.* 2004. Т. 40, № 1. С. 50—62.
3. Афанасьев С.А. Формирование гидробиоты речных систем на территории Украины в связи с историей гидрографической сети. *Гидробиол. журн.* 2014. Т. 50, № 5. С. 3—14.

4. Афанасьев С.О. Историчні аспекти формування гідромережі та гідробіоти верхньої Прип'яті. *Гідроекосистеми заповідних територій верхньої Прип'яті в умовах кліматичних змін* / за ред. В.Д. Романенка, С.О. Афанасьєва та В.І. Осадчого. Київ : Кафедра, 2013. С.194—202.
5. Белинг Д.Е. Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения р. Днепра. *Тр. Всеукр. гос. Черном.-Азов. науч.-промышл. опыт. ст.* Херсон, 1925. Т. 1. С. 1—72.
6. Бенинг А.Л. К фауне амфипод окрестностей г. Киева. *Тр. Днепр. биол. ст.* 1915. № 2. С. 90—102.
7. Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне реки Камы. *Работы Волжской биол. ст.* Саратов, 1928. Т. 9, № 4—5. С. 177—300.
8. Березина Н.А., Петряшев В.В., Шаров А.Н. Значение чужеродных видов вышших ракообразных в континентальных водоемах северо-запада России. *Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод*: материалы лекций и докл. Междунар. шк.-конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН (Борок, 5—9 нояб. 2012 г.). Кострома : ООО Костромской печатный дом, 2012. С. 137—140.
9. Березинская водная система: [uk.wikipedia.org/wiki/Березинская водная система](http://uk.wikipedia.org/wiki/Березинская_водная_система).
10. Вишневський В.І. Гідролого-гідрохімічний режим дніпровських водосховищ. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 2. С. 103—120.
11. Водный путь Е40: www.dsnews.ua/economics/vodnyy-put-e40.
12. Волго-Балтийский водный путь: <https://www.locman.net/volgobalt>.
13. Гасюнас И.И. Акклиматизация кормовых ракообразных (каспийского реликтового типа) в водохранилищах Каунасской ГЭС и возможность их переселения в другие водоемы Литвы. *Тр. Акад. наук Литовской ССР. Серия В.* 1963. № 1 (30). С. 79—85.
14. Гасюнас И.И. Peracarida оз. Дуся (бас. Балтийского моря). *Гидробиол. журн.* 1975. Т. 11, № 1. С. 46—50.
15. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ / А.И. Денисова и др.; отв. ред. М.А. Шевченко. Киев : Наук. думка, 1989. 216 с.
16. Голоцен: uk.wikipedia.org/wiki/голоцен.
17. Громов В.В. Донная фауна р. Камы, ее годовая динамика и изменение под влиянием загрязнения. Молотов, 1953. 286 с.
18. Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод Юго-Запада СССР. Кишинев : Штиинца, 1980. 223 с.
19. Дексбах Н.К. Распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Mollusca) в европейской части СССР и факторы, обуславливающие ее распространение. *Бюлл. МОИП.* 1935. Т. 44, № 4. С. 153—164.
20. Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев: Наук. думка, 1979. 292 с.
21. Державин А.Н. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги. *Тр. Ихтиол. лаб. упр. Касп.-Волж. рыбн. и тюленевых промыслов.* 1912. Т. 2, вып. 5. С. 1—44.
22. Дрейссена. *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. Москва : Наука, 1994. 239 с.
23. Емельянова Л.В. Гаммариды литорали днепровских водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1994. 144 с.
24. Журавель П.А. Образование новых очагов фауны лиманно-каспийского комплекса в водоемах различных климатических зон СССР. *Зоол. журн.* 1967. Т. 48, № 8. С. 1152—1162.
25. Журавель П.О. Про стан деяких представників фауни Mollusca та Crustacea у водосховищі Дніпрогесу. *Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст.* 1937. Т. 2. С. 149—160.
26. Журавлева Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра. *Гидробиол. журн.* 1998. Т. 34, № 4. С. 88—96.

27. Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1981. 215 с.
28. Импорт зерна в СССР из США: https://finance.rambler.ru/other/41012610-deficit_hleba.
29. Иоффе Ц.И. Донная фауна водохранилищ Волжского каскада и ее обогащение. *Волга-1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов*: материалы Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев: Куйбышев. книжн. изд-во, 1971. С. 128—134.
30. Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. Москва : Пищ. пром-сть, 1975. 432 с.
31. Курандина Д.П. Паразиты и другие симбионты беспозвоночных и насекомых. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев : Наук. думка, 1989. С. 200—210.
32. Курашов Е.А., Барбашова М.А., Дудакова Д.С., Малявин С.А. Чужеродные виды ракообразных в водных экосистемах бассейна восточной части Финского залива Балтийского моря. *Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод*: сб. лекций и докл. Междунар. шк.-конф. (Борок, 5—9 нояб. 2012 г.). Кострома: ООО Костромской печатный дом, 2012. С. 209—212.
33. Лазаускене Л.А. Формирование новых популяций модельного вида ракообразных *Paramysis lacustris* (Cz.) вне пределов естественного ареала: материалы 13 Заседания Советской Рабочей Группы по проекту № 86 «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс, 1983. С. 59—62.
34. Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. Ленинград : Наука, 1972. 548 с.
35. Лубянов И.П. Донная фауна Днепродзержинского водохранилища. *Днепродзержинское водохранилище*. Днепропетровск, 1971. С. 110—118.
36. Ляшенко А.В., Зорина-Сахарова Е.Е., Маковский В.В., Санжак Ю.О. Современное состояние понто-каспийского комплекса макрофауны беспозвоночных низовьев р. Дунай в пределах Украины. *Гидробиол. журн.* 2012. Т. 48, № 2. С. 21—40.
37. Ляшенко А.В., Силаева А.А. Донная макрофауна Тисы и ее притоков. Рук. деп. в ВИНТИ 25.6 92 г. № 2062-B92. Ред. Гидробиол. журн. Киев. 36 с.
38. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / О.М. Арсан та ін.; за ред. В.Д. Романенка. Київ : ЛОГОС, 2006. 408 с.
39. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
40. Мороз М.Д., Ліпінська Т.П. Аборигенні та чужорідні види макрозообентосу водотоків білоруської частини Центрального Європейського інвазивного коридору. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 2. С. 18—31.
41. Набеева Э.Г., Мингазова Н.М., Набиуллин И.Р. Участие видов-вселенцев рода *Dreissena* в самоочищении верхнего участка Куйбышевского водохранилища в пределах РТ. *Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсов: пути решения*: сб. науч. тр. Всерос. конф. (Ульяновск, 12—14 нояб. 2007 г.). Ульяновск, 2007. С. 174—176.
42. Осадча Н.М., Осадчий В.І. Прогноз зміни хімічного складу води основних об'єктів парку «Прип'ять — Стохід». *Гідроекосистеми заповідних територій верхньої Прип'яті в умовах кліматичних змін*. Київ : Кафедра, 2013. С. 104—115.
43. Плигин Ю.В. Расширение ареала *Dreissena bugensis* (Andr.). *Моллюски. Основные результаты их изучения*: автореф. докл. Шестого всесоюз. совещ. по изучению моллюсков (Ленинград, 7—9 февр. 1979 г.). Ленинград : Наука, 1979. Сб. 6. С. 222—224.
44. Плигин Ю.В. Полихеты понто-каспийского комплекса в бентосе водохранилищ Днепра. *Природничий альманах. Сер.: Біологічні науки*. 2006. Вип. 8. С. 185—191.

45. Плігін Ю.В., Железняк Н.І. Перша знахідка олігохети *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892 (род. Tubificidae) у Канівському водосховищі (р. Дніпро). *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 1. С. 115—118.
46. Подругіна А.Б. Толерантність та потенційні можливості Gammaridae до дії абіотичних чинників при культивуванні в регульованих системах: автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2019. 23 с.
47. Пономарева З.А. Отношение к солености среды бокоплава *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald) из устьевой области Днепра. *Гидробиол. журн.* 1975. Т. 11, № 6. С. 84—86.
48. Правила експлуатації водосховищ Дніпровського каскаду / А.В. Яцик та ін. Київ : Генеза, 2003. 176 с.
49. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. Киев, 2008. 106 с.
50. Протасов А. А., Афанасьев С. А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне. *Гидробиол. журн.* 1990. Т. 26, № 4. С. 15—22.
51. Романенко В.Д. Дніпровські водосховища, їхнє значення та проблеми. *Гидробиол. журн.* 2018. Т. 54, № 1. С. 3—12.
52. Романенко В.Д., Афанасьев С.О., Юришинець В.І. Глобальні загрози для гідроекосистем, викликані змінами клімату. *Гідроекосистеми заповідних територій верхньої Прип'яті в умовах кліматичних змін*. Київ : Кафедра, 2013. С. 116—125.
53. Романенко В.Д., Гриб І.В., Гродзинский М.Д. Концептуальні підходи при формуванні трансграничних гідроекологічних коридорів. *Гидробиол. журн.* 2003. Т. 39, № 5. С. 3—16.
54. Семенченко В.П., Сон М.О., Новицкий Р.А. и др. Чужеродные макробеспозвоночные и рыбы в бассейне реки Днепр. *Российский журн. биол. инвазий*. 2014. № 4. С. 76—96.
55. Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
56. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Ленинград : Наука, 1970. 372 с.
57. Харченко Т.А. Биоразнообразие понто-каспийской реликтовой фауны в дунайском бассейне. *Гидробиол. журн.* 2004. Т. 40, № 6. С. 58—83.
58. Шарлемань Н. Заметки о некоторых ракообразных Днепра. *Русский гидробиол. журн.* 1922. Т. 1, № 11—12. С. 322—324.
59. Шевцова Л.В. Донные животные каналов различных природных зон. Киев : Наук. думка, 1991. 220 с.
60. Шевцова Л.В., Харченко Т.А. О роли дрейссены в переработке взвешенных органических веществ Северо-Крымского канала. *Гидробиол. журн.* 1981. Т. 17, № 5. С. 53—57.
61. Шерстюк В.В., Гусинська С.Л., Сергеев А.І., Таран О.М. Роль каспійських вселенців у формуванні рибопродуктивності Кременчуцького водосховища. *Риб. госп.* 1993. Вип. 47. С. 70—75.
62. Шерстюк В.В., Северенчук Н.С. Беспозвоночные как кормовые объекты рыб. *Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ*. Киев : Наук. думка, 1989. С. 117—135.
63. Щербина Г.Х. Автоакклиматизация каспийской полихеты *Hydranina invalida* в бассейне Верхней Волги. *Зоол. журн.* 2001. Т. 80, № 3. С. 278—284.
64. Юришинець В.І. Симбіози гідробіонтів як компоненти прісноводних екосистем. Київ : Наук. думка, 2013. 120 с.
65. Яковлев В.А., Яковлева А.В., Сабиров Р.М. Современное состояние зообентоса Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ в связи с возрастанием роли чужеродных видов. *Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсы: пути решения*: сб. науч. тр. Всерос. конф. (Ульяновск, 12—14 нояб. 2007 г.). Ульяновск, 2007. С. 199—202.

66. Ярвекюльг А. Донная фауна восточной части Балтийского моря: состав и экология распределения. Таллин : Валгус, 1979. 382 с.
67. Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M. et al. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian J. Fisher. Aquat. Sci.* 2002. Vol. 59. P. 1159—1174.
68. Devin S., Billache L., Noël P.-G., Beisel J.-N. Patterns of biological invasions in French freshwater systems by nonindigenous macroinvertebrates. *Hydrobiologia.* 2005. Vol. 551. P. 137—146.
69. Eggers T.O., Anlauf A. *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta: Ampharetidae) in der Mittleren Elbe. *Lauterbornia.* 2008. Vol. 62. P. 11—13.
70. Grabowski M., Jazdzewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters — Amphipoda. *Aquat. Invasions.* 2007. Vol. 2, N 1. P. 25—38.
71. Grigorovich I.A., MacIsaac H.J. First Record of *Corophium mucronatum* Sars (Crustacea: Amphipoda) in the Great Lakes. *J. Great Lakes Res.* 1999. Vol. 25, N 2. P. 401—405.
72. Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski M. Four Ponto-Caspian and one American gammarid species (Crustacea, Amphipoda) recently invading Polish waters. *Contributions to zoology.* 2002. Vol. 71, N 4. P. 115—122.
73. Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S. Past, current and future of the Central European corridor for aquatic invasions in Belarus. *Biol. Invasions.* 2007. Vol. 10, N 2. P. 215—232.
74. Klink A.G., Bij de Vaate A. *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta: Ampharetidae) a freshwater polychaeta in the Lower Rhine, new to the Dutch fauna. *Lauterbornia.* 1996. Vol. 25. P. 57—60.
75. Lods-Crozet B., Reymond O. Bathymetric expansion of an invasive gammarid (*Dikerogammarus villosus*, Crustacea, Amphipoda) in Lake Léman. *J. Limnol.* 2006. Vol. 65, N 2. P. 141—144.
76. MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Ricciardi A. Reassessment of species invasion concepts: the Great Lakes basin as a model. *Biol. Invasions.* 2001. N 3. P. 405—416.
77. Mills E., Rosenberg G., Spidle A. et al. A Review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America. *Amer. Zool.* 1996. Vol. 36, N 3. P. 271—286.
78. Moog O., Konar M., Humpresch U.H. The macrozoobenthos of the River Danube in Austria. *Lauterbornia.* 1994. Vol. 15. P. 25—51.
79. Moyle P.B. Effects of invading species on freshwater and estuarine ecosystems. *Norway/UN Conference on Alien Species: the Trondheim Conferences on Biodiversity* (Trondheim, 1—5 July 1996). Trondheim, 1996. P. 86—92.
80. Pligin Yu.V., Matchinskaya S.F. New data on the expansion of the area of distribution of brackishwater invertebrates in the Dnieper reservoirs. *Hydrobiol. J.* 2002. Vol. 38, N 6. P. 3—7.
81. Pligin Yu.V., Matchinskaya S.F., Zheleznyak N.I., Linchuk M.I. Long-term distribution of alien species of macroinvertebrates in the ecosystems of the Dnieper reservoirs. *Ibid.* 2014. Vol. 50, N 2. P. 3—17.
82. Pligin Yu.V., Yemel'yanova L.V. Acclimatization of caspian invertebrates in Dnieper reservoirs. *Ibid.* 1989. Vol. 25, N 1. P. 1—9.
83. Pligin Yu.V., Zheleznyak N.I. Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) in benthos of the Kiev reservoir and factors influencing their distribution. *Ibid.* 2020. Vol. 56, N 1. P. 24—41.
84. Semenchenko V.P., Rizevski V.K., Mastitsky S.E. et al. Checklist of aquatic alien species established in large river basins of Belarus. *Aquat. Invasions.* 2009. Vol. 4, N 2. P. 337—347.
85. Semenchenko V.P., Vezhnovets V.V., Lipinskaya T.P. Alien species of ponto-caspian amphipods (Crustacea, Amphipoda) in the Dnieper river basin (Belarus). *Russian J. Biol. Invasions.* 2013. Vol. 4, N 4. P. 269—275.

86. United States Coast Guard. Ballast water management for vessels entering the Great Lakes. 1993. N 33-CFR. Part 151. 150 p.

87. Van der Velde G., Rajagopal S., Kelleher B. et al. Ecological impact of crustacean invaders: General considerations and examples from the Rhine River. *Crustacean Issues*. 2000. Vol. 12. P. 3—34.

Надійшла 30.03.2023

Yu. V. Pligin, PhD (Biol.), Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine,
e-mail: ecovod.igb@gmail.com

N.I. Zheleznyak, engineer
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Volodymyr Ivasyuk Avenue, 12, Kyiv, 04210, Ukraine

RESULTS AND PROSPECTS FOR THE SPREAD OF PONTO-CASPIAN
MACRO-INVERTEBRATES ON EUROPEAN INVASION CORRIDORS:
PREREQUISITES, CONSEQUENCES, PROSPECTS

The preconditions, consequences and prospects of the spread of Ponto-Caspian macroinvertebrates along the European invasive corridors to the west and north of Europe and to the reservoirs of North America are analyzed. During the XIX—XX century Ponto-Caspian invertebrates were most actively invading the Western European water bodies via the Central (Dnieper) corridor. The appearance of Dreissenidae, Gammaridae, Corophiidae species in the inland waters of North America is associated with the long-term functioning of the Southern «Ponto-American» invasion corridor.

Keywords: *invasive corridors, Ponto-Caspian invertebrates, Great Lakes of America, canals, water logistics, history of European rivers.*